

УДК 595.341.4 (268.45)

ПРОДУКЦИЯ ПОЗДНИХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ *OITHONA SIMILIS* (COPEPODA: CYCLOPOIDA) В КОЛЬСКОМ ЗАЛИВЕ (БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

В.Г. Дворецкий* и А.Г. Дворецкий

Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук (ММБИ КНЦ РАН), ул. Владимирская, 17, 183010 Мурманск, Россия; e-mail: vdvoretskiy@mmbi.info

РЕЗЮМЕ

В Кольском заливе Баренцева моря исследована сезонная динамика продукционных характеристик копеподитов IV и V стадий развития, а также взрослых особей массового планктонного рачка *Oithona similis* за период с 2004 по 2005 гг. Среднегодовая величина обилия составила 1565±132 экз. м⁻². Средние размеры рачков повышались с декабря, достигая максимума в мае. Максимальные показатели скорости индивидуальной продукции яиц (1.703 яйца на самку в сут.) и удельной генеративной продукции (0.0381 сут⁻¹) были зарегистрированы в июле 2005 г. Годовая продукция исследованных стадий в зависимости от метода расчета колебалась в пределах 3294–9064, в среднем составляя 5557±257 мкгС м⁻² год⁻¹. Сопоставление полученных данных с литературными показало, что в умеренных морях продукция близкородственных видов гораздо выше, что может быть связано с более высокой температурой воды и благоприятными кормовыми условиями.

Ключевые слова: Баренцево море, Oithona similis, продукция

PRODUCTION OF LATE AGE STAGES IN *OITHONA SIMILIS* (COPEPODA: CYCLOPOIDA) IN KOLA BAY (BARENTS SEA)

V.G. Dvoretsky* and A.G. Dvoretsky

Murmansk Marine Biological Institute of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences, Vladimirskaya St. 17, 183010 Murmansk, Russia; e-mail: vdvoretskiy@mmbi.info

ABSTRACT

The seasonal dynamic of production parameters in copepodites IV–V and adults of the common planktonic crustacean *Oithona similis* was investigated in Kola Bay of the Barents Sea during 2004–2005. The mean annual abundance was 1565 ± 132 ind m⁻². The mean body size increased since December reaching the maximum in May. The maximum egg production rate (1.703 egg female⁻¹ day⁻¹) and specific egg production rate (0.0381 day⁻¹) were recorded in July 2005. Annual integrated production depended on the methods for calculation and varied from 3294 to 9064, averaging $5557\pm257~\mu gC~m^{-2}~year^{-1}$. The production rates of congeneric species in temperate seas were higher significantly probably due to increased water temperature and favorable food conditions.

Key words: Barents Sea, Oithona similis, production

^{*} Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Баренцево море – это один из наиболее продуктивных районов Мирового океана (Зенкевич 1963). В результате длительных исследований получен обширный материал о составе, распределении и количественных характеристиках планктонных животных в Баренцевом море (см. Тимофеев 2000). Выявлены особенности протекания жизненных циклов веслоногого рачка Calanus finmarchicus Gunner, 1765 и эвфаузиид рода Thyssanoessa Brandt, 1851, которые служат основным кормовым ресурсом промысловых рыб и беспозвоночных (Камшилов 1958; Фомин 1995; Дробышева 1994; Тимофеев 1997). Вместе с тем ряд вопросов остается неизученным. В первую очередь это касается оценок продукции других массовых видов зоопланктонных организмов.

В последнее время все большее признание получает тот факт, что роль небольших копепод в трофических цепях пелагиали и формировании вторичной продукции существенно выше, чем считалось ранее (Gallienne and Robins 2001; Turner 2004). В Баренцевом море наиболее многочисленным представителем планктонных ракообразных можно признать представителя отряда Cyclopoida Oithona similis Claus, 1866. Данный вид в отдельные сезоны может превосходить как по обилию, так и по биомассе C. finmarchicus. Heзначительные размеры делают O. similis удобным кормовым объектом для личинок рыб, других копепод и эвфаузиид. Кроме того, в холодные годы именно O. similis служит основной пищей и для взрослых особей рыб-планктофагов. Ранее в Баренцевом море были изучены вопросы распределения этих рачков в южной и юго-западной частях моря в весенне-летний период (Дегтерева и Нестерова 1985; Дворецкий 2008), выявлены особенности сезонной динамики вида в прибрежной зоне Восточного Мурмана (Фомин 1978), а также получены некоторые данные о размерном составе популяций в губе Ярнышная (Тимофеев 1994). Кольский залив – это крупный фьорд Баренцева моря. Исследований особенностей биологии O. similis в нем ранее не проводили. Целью данной работы была оценка годовой продукции O. similis.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пробы зоопланктона были отобраны в Кольском заливе за период с декабря 2004 г. по декабрь 2005 г. со стационарной точки (глубина 8 м), расположенной в южной части залива (Рис. 1). Отбор производили методом тотальных ловов от дна до поверхности 2–3 раза в месяц. Кроме того, были выполнены три суточные станции в апреле, августе и декабре 2005 г. Орудием лова служила планктонная сеть Джеди (диаметр входного отверстия — 37 см, размер ячеи фильтрующего по-

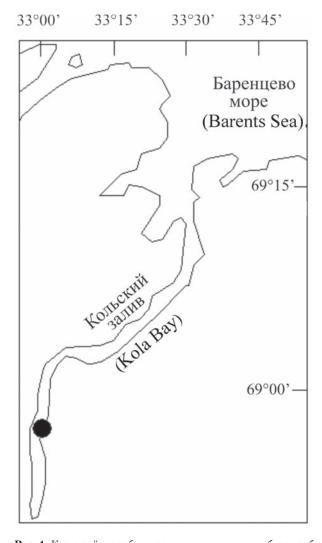


Рис. 1. Карта района работ и расположение точки отбора проб (показано черным кружком) в Кольском заливе, 2004–2005 гг. **Fig. 1.** Map of the area of investigation and location of the sampled station (marked with a black circle) in Kola Bay, 2004–2005.

лотна — 168 мкм). Для консервирования образцов применяли 40%-ный раствор нейтрального формалина (конечная концентрация в пробе — 4%). Параллельно с отбором проб измеряли температуру воды в поверхностном и придонном слоях. В расчетах использовали среднюю температуру для всего слоя.

Поскольку использованная сеть не позволяет количественно улавливать науплиев и младших копеподитов O. similis (Gallienne and Robins 2001), в работе учитывали только взрослых особей и старших копеподитов (IV и V стадий развития). Из каждой пробы отбирали 50-500 экземпляров O. similis. У рачков определяли стадию развития, пол, измеряли длину цефалоторакса с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10 (32, 56 – кратное увеличение) и светового микроскопа ЛОМО ЕС БИМАМ Р-11-1. Численность исследованных возрастных стадий пересчитывали на 1 м². В периоды массового размножения вида подсчитывали количество яйценосных самок, у 40-50 особей измеряли яйца в обоих яйцевых мешках и рассчитывали средний диаметр. Под размером кладки понимали суммарное количество яиц в обоих яйцевых мешках. Общее число размножающихся самок в пробе считали как сумму количества самок с яйцевыми мешками и числа отсоединенных яйцевых мешков, деленного пополам. Численность яиц определяли умножением количества размножающихся самок на размер кладки. Скорость индивидуальной продукции яиц (EPR – egg production rate, количество яиц на самку в сут.) рассчитывали по уравнению (Ward and Hirst 2007):

$$EPR = \left(E/F\right) \cdot \left(\frac{1}{HT}\right) \tag{1}$$

где (E/F) – отношение числа яиц (экз. м $^{-2}$) самок к общему числу самок (экз. м $^{-2}$), HT – время продуцирования яиц (сут), которое вычисляли согласно Nielsen et al. (2002):

$$HT = 1504.5 \cdot (T + 7.6998)^{-2.05} \tag{2}$$

где T — средняя температура воды (°C). Удельную генеративную продукцию O. similis (SEPR — specific egg production rate, C сут $^{-1}$) рассчитывали по уравнению:

$$SEPR = EPR \cdot \frac{Wegg}{Wf} \tag{3}$$

где Wegg — содержание углерода в яйцах (1 мкм³ эквивалентен 0.14 пг C), Wf — масса тела самки, выраженная в углеродных единицах (Sabatini and Kiørboe 1994):

$$Wf = 9.4676 \cdot 10^{-7} L^{2.71} \tag{4}$$

где L – длина тела (мкм). Суточную продукцию самок (Pf, мкгС м $^{-2}$ сут $^{-1}$) получали умножением биомассы самок на SEPR:

$$Pf = Bf \cdot SEPR \tag{5}$$

Вторичную суточную продукцию копеподитов IV–V и самцов *O. similis* (Pc and Pm, мкгС м⁻² сут⁻¹) рассчитывали следующим образом:

$$Pc = Bc \cdot gC \tag{6}$$

$$Pm = Bm \cdot gM \tag{7}$$

где Bc — биомасса копеподитной стадии, Bm — биомасса самцов (мкгС м $^{-2}$), gM полагали равной SEPR (Sabatini and Kiørboe 1994; Williams and Muxagata 2006), gC — средняя скорость роста копеподитной стадии, которую рассчитывали пятью способами по следующим уравнениям:

Способ 1 (Huntley and Lopez 1992):

$$gC = 0.045 \cdot e^{0.111 \cdot T} \tag{8}$$

Способ 2 (Hirst and Lampitt 1998):

$$gC = 10^{((-1.1408 + (0.0208 \cdot T) - 0.3221 \cdot \log_{10}(Wc))}$$
 (9)

Cnocoб 3 (Hirst and Lampitt 1998):

$$gC = 10^{(-1.7255 + (0.0464 \cdot T))} \tag{10}$$

Способ 4 (Hirst and Bunker 2003):

$$gC = 10^{((-1.528 + (0.0333 \cdot T) - 0.163 \cdot \log_{10}(Wc))}$$
 (11)

Способ 5 (Hirst et al. 2003):

$$gC = 10^{((-1.529 + (0.0345 \cdot T) - 0.128 \cdot \log_{10}(Wc))}$$
 (12)

где W_c — средняя масса копеподита IV или V, вычисленная по уравнению (4), T — средняя температура воды. Способ 1 — это общее уравнение, полученное для расчета скорости роста копеподитных стадий, способ 2 применим для расчета скорости роста взрослых и копеподитных стадий копепод. Способы 3 и 4 применяются только для веслоногих рачков, формирующих яйцевые мешки. Наконец, способ 5 используется для оценки скорости роста всех стадий (от науплиев до взрослых) веслоногих рачков. Суммарная суточная вторичная продукция вычислялась как сумма

продукций всех рассмотренных стадий. Годовая продукция рассчитывалась по уравнению (Примаков и Бергер 2007).

$$P(t_0, t_n) = \int_{t_0}^{t_n} P'(t)dt = \frac{1}{2} \sum_{t_0}^{t_n} (P_n + P_{n-1})(t_n - t_{n-1})$$
 (13)

где $P(t_0,t_n)$ – интегральная продукция за данный промежуток времени (t_0,t_n) , P_n – продукция в момент времени, P_{n-1} – продукция в предшествующий момент времени. Среднесуточную удельную скорость продукции (Cb) считали как отношение продукции за промежуток времени между двумя отборами проб к средней биомассе. Обработку полученных данных проводили методами описательной статистики. Все средние значения представлены со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

За период исследований температура поверхностного слоя воды варьировала от -0.5 (в

марте) до +14 °C (в августе), в среднем составляя 6.5 ± 0.7 °C. В придонном слое минимальная температура была зарегистрирована в апреле (2.1 °C), максимальная — в августе (8.7 °C), среднегодовое значение составило 4.6 ± 0.3 °C.

На Рис. 2 показана сезонная динамика обилия O. similis. С декабря 2004 г. по июнь 2005 г. общая численность старших копеподитов и взрослых особей колебалась в небольших пределах $(900-1600 \text{ экз. } \text{м}^{-2})$. Минимальная численность $(788 \text{ экз. м}^{-2})$ отмечалась в июле. В этот период в планктоне доминировали науплии и младшие копеподиты. С начала августа до середины сентября происходило повышение обилия исследованных стадий до годового максимума – 4138 экз. м⁻². После этого к концу ноября следовал постепенный спад численности до 1247 экз. м⁻². Среднегодовая величина обилия составила 1565±132 экз. м⁻². Сезонная динамика суммарной биомассы исследованных возрастных стадий O. similis характеризовалась наличием двух пиков — в мае (1.0 мгC м^{-2}) и сентябре (2.2 мгС м⁻²) (Рис. 3).

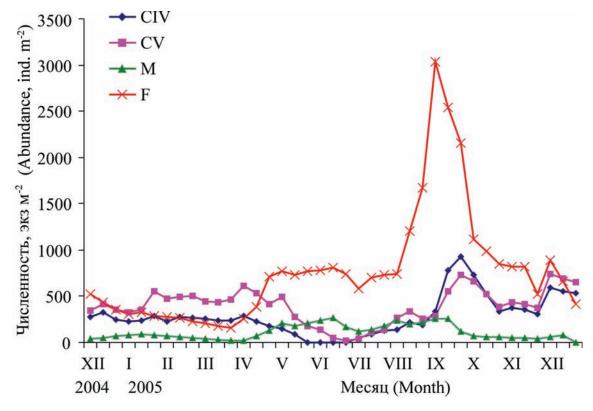


Рис. 2. Сезонная динамика обилия (экз. м⁻²) старших копеподитов и взрослых особей *Oithona similis* в Кольском заливе, 2004—2005 гг. **Fig. 2.** Seasonal variation in abundance (ind. m⁻²) of old copepodites and adults of *Oithona similis* in Kola Bay.

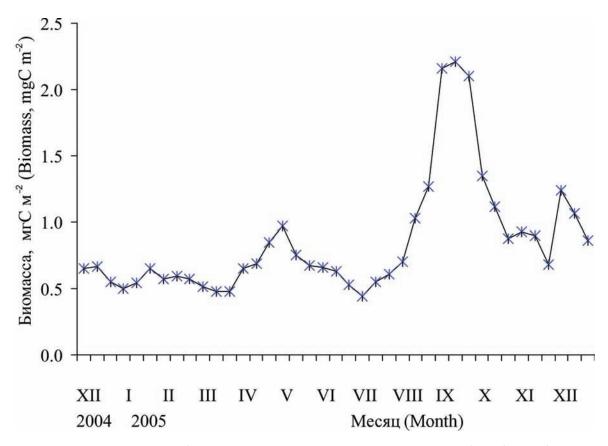


Рис. 3. Сезонная динамика суммарной биомассы (мгС M^{-2}) старших копеподитов и взрослых особей *Oithona similis* в Кольском заливе, 2004-2005 гг.

Fig. 3. Seasonal variation in total biomass (mgC m⁻²) of old copepodites and adults of *Oithona similis* in Kola Bay.

Средние размеры рачков повышались с декабря 2004 г., достигая максимума в мае 2005 г. Затем они постепенно снижались, в сентябре 2005 г. были зарегистрированы их годовые минимумы. В дальнейшем происходило увеличение длины цефалоторакса; в декабре 2005 г. были отмечены приблизительно такие же величины, как и в декабре 2004 г. Сезонная изменчивость размеров тела представлена в Табл. 1.

Анализ репродуктивных характеристик *O. similis* показал, что в осенне-зимний период средняя доля размножающихся самок в популяции невелика и, как правило, не превышала 4% (Табл. 2). Максимальные пропорции самок с яйцевыми мешками были отмечены в конце июня — начале июля (39%) и в конце августа — начале сентября (28%) (Табл. 2). Величина кладки слабо варьировала в течение года (Табл. 2). Средние размеры яиц были существенно выше в зимне-весенний

период по сравнению с летне-осенним (Табл. 2). Максимальные показатели плодовитости (1.703 яйца на самку в сут.) и удельной плодовитости (0.0381 сут⁻¹) были зарегистрированы в июле.

Среднесуточная скорость продукции старших копеподитов и взрослых особей *O. similis* существенно варьировала в зависимости от метода расчета, однако величины, рассчитанные по уравнениям (11) и (12) были практически одинаковы (Рис. 4). Наиболее высокие показатели продукции были получены при использовании уравнения (9), тогда как минимальные значения – при использовании уравнения (10). В течение периода исследования регистрировался один выраженный пик продукции – в сентябре 2005 г. При этом величины продукции, рассчитанные по способу, который приводил к наибольшим показателям – уравнение (9), превышали таковые, вычисленные другими способами, в 1.2–2.2 раза. В целом наи-

Таблица 1. Средние значения длины цефалотракса (мкм) разных возрастных групп *Oithona similis* в Кольском заливе. **Table 1.** Mean prosome length (µm) in different stages of *Oithona similis* in Kola Bay.

Период		Возрастная стадия (Stage)				
(Period)	Копеподит IV (Copepodite IV)	Копеподит V (Copepodite V)	Самец (Male)	Самка (Female)		
Зима (ноябрь–март) (Winter (November–March))	426±4	476±3	412±4	485±3		
Весна (апрель—июнь) (Spring (April—June))	425±4	476±3	410±3	497±2		
Лето (июль–август) (Summer (July–August))	417±3	462±2	397±2	475±3		
Осень (сентябрь–октябрь) (Autumn (September–October))	421±3	470±2	405±2	477±2		

Таблица 2. Средние значения репродуктивных показателей *Oithona similis* в Кольском заливе. Обозначения: F – доля размножающихся самок (%), n – размер кладки, D – диаметр яиц (мкм), EPR – скорость индивидуальной продукции яиц (количество яиц на самку в сут.), SEPR – удельная генеративная продукция (сут $^{-1}$).

Table 2. Mean reproductive characteristics of *Oithona similis* in Kola Bay. Designations: F – the proportion of reproducing females (%), n – clutch size, D – egg diameter (μm), EPR – egg production rate (egg female⁻¹ day⁻¹), SEPR – specific egg production (day⁻¹).

Период (Period)	F	n	D	EPR	SEPR
Зима (ноябрь–март) (Winter (November–March))	0.2±0.1	24.0±0.5	52±3	0.005±0.002	0.0002±0.0001
Bесна (апрель—июнь) (Spring (April—June))	11.2±2.5	24.4±0.2	68±4	0.449±0.124	0.0115±0.0045
Лето (июль-август) (Summer (July-August))	22.8±4.7	24.2±0.1	44±5	1.267±0.458	0.0149 ± 0.0066
Осень (сентябрь–октябрь) (Autumn (September–October))	8.4±3.3	24.0±0.3	48±5	0.401±0.087	0.0056±0.0013

Таблица 3. Вариации суточной продукции (P, мкг C м $^{-2}$ сут $^{-1}$) и среднесуточной удельной скорости продукции (Cb, сут $^{-1}$) *Oithona similis* в Кольском заливе. Обозначения: Мах, Min, Mean — максимальное, минимальное и среднее значения соответственно; SE — стандартная ошибка.

Table 3. Variation in daily production (P, $\mu g C m^{-2} day^{-1}$) and daily specific production (P, P) of *Oithona similis* in Kola Bay. Designations: Max, Min, Mean – maximum, minimal and mean values respectively; P – standard error.

	P			Cb
	Min–Max	Mean±SE	Min-Max	Mean±SE
Способ 1 (Method 1)	8.15–93.55	31.86±3.24	0.012-0.059	0.036±0.001
Способ 2 (Method 2)	10.21-112.79	44.17±3.68	0.018-0.074	0.051 ± 0.002
Способ 3 (Method 3)	4.32-50.68	15.78±1.75	0.006-0.038	0.018 ± 0.001
Способ 4 (Method 4)	5.78-55.85	21.21±2.01	0.009-0.039	0.024 ± 0.001
Способ 5 (Method 5)	5.83-55.91	21.40±2.01	0.009-0.039	0.025 ± 0.001

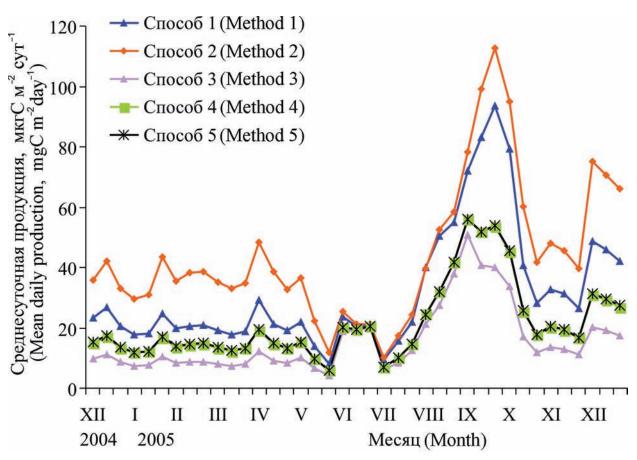


Рис. 4. Сезонная изменчивость суточной продукции *Oithona similis* в Кольском заливе, 2004–2005 гг. **Fig. 4.** Seasonal variability of *Oithona similis* daily production in Kola Bay, 2004–2005.

более низкие значения продукции были отмечены в зимний период. Годовая продукция исследованных стадий в зависимости от метода расчета колебалась в пределах 3294–9064, в среднем составляя 5557±257 мкгС м⁻² год⁻¹. Вариации продукции и среднесуточной удельной скорости продукции *O. similis* представлены в Табл. 3. Если пересчитать наши показатели на сырую массу (1 мгС=0.064 мг сырой массы, Виноградов и Шушкина 1987), то средние значения годовой продукции, среднесуточной удельной продукция и годового Р/В коэффициента *O. similis* для всех использованных методов составляли 11 мг м⁻³, 0.031 сут⁻¹ и 6.4 соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

В представленном исследовании впервые для Баренцева моря изучены сезонные вариации чис-

ленности, биомассы и продукции O. similis. Наши результаты показали, что на протяжении года отмечаются два пика обилия – в мае и сентябре. Популяционная динамика (Рис. 2, 3) и динамика размеров тела *O. similis* (Табл. 1) свидетельствуют о присутствии двух генераций данного вида в течение года. Летнее поколение рачков проходит свое развитие за 2 месяца (июль – август), тогда как осенняя генерация завершает свое развитие за 9-10 месяцев (сентябрь-июнь). Согласно более ранним исследованиям в прибрежной части Восточного Мурмана (южная часть Баренцева моря) у данного вида на фоне общей численности выделялись четыре пика: в июне, сентябре, ноябре и конце декабря (Фомин 1978). Кроме того, наши величины численности были ниже по сравнению с другими районами моря (Дворецкий 2007, 2008). Подобные различия связаны, на наш взгляд, с рядом факторов, наиболее важными из которых являются гидрологические. Наше исследование было проведено в южной части Кольского залива, где динамика приливно-отливных процессов существенно отличается от таковой в прибрежье Баренцева моря. Кроме того, соленость в заливе ниже по сравнению с мористыми районами, что может ограничивать количественное развитие O. similis, а следовательно, и ее суммарную биомассу. Косвенным подтверждением нашего предположения служит тот факт, что именно соленость ограничивала распространение данного вида в Балтийском море (Hansen et al. 2004). Кроме того, важно подчеркнуть, что мы не учитывали численность младших копеподитов и науплиев, вклад которых в суммарную биомассу в зависимости от сезона может быть весьма существенным (Ward and Hirst 2007).

Ранее было показано, что Кольский залив может быть отнесен к водоемам со средней продуктивностью зоопланктона, однако подобное утверждение базировалось в основном на сопоставлении величин суммарной биомассы с другими районами моря (Дворецкий и Дворецкий 2008). Для одного из наиболее массовых видов мы рассчитали его годовую продукцию, используя 5 способов, которые были получены разными авторами экспериментально и эмпирически. Применение разных подходов позволяет более точно оценить величины продукции O. similis в Кольском заливе. Сопоставим полученные нами величины с показателями продукции O. similis в соседних с Баренцевым морем Норвежском и Белом морях (Тимохина 1974; Примаков и Бергер 2007). В Норвежском море в зависимости от района в 1968–1969 гг. годовая продукция и Р/Вкоэффициент вида варьировали от 0.14 до 3.66 мг сырой массы на 1 м^2 и от 1.52 до 3.66 соответственно (Тимохина 1974). Столь малые величины, по-видимому, можно объяснить, во-первых, методом расчета (метод Бойсена-Йенсена), который существенно занижает продукцию, во-вторых, более низкой биомассой O. similis. На основе данных 1999–2001 гг. Примаков и Бергер (2007), используя физиологический метод расчета продукции популяции O. similis, нашли, что в губе Чупа Кандалакшского залива годовая продукция, среднесуточная удельная скорость продукции и годовой Р/В-коэффициент этого вида составляли $80 \ \mathrm{MF} \ \mathrm{M}^{-3}, \ 0.033 \ \mathrm{u} \ 12.2 \ \mathrm{cootbetctbehho}. \ \mathrm{Cравнениe}$ с нашими данными (Табл. 2) показывает, что величины среднесуточной удельной продукции практически полностью соответствуют друг другу, тогда как другие показатели в Белом море существенно выше. Наиболее вероятной причиной такого расхождения является то, что мы рассчитывали продукцию вида только для взрослых особей и старших копеподитов.

Определенный интерес представляет сравнение величин продукции с другими районами Мирового океана. В Северном море годовая продукция Oithona spp. составляла 1.8-2.2 гС м $^{-2}$ (Nielsen and Sabatini 1996). Продукция углерода Oithona davisae Ferrari et Orsi, 1984 в заливе Фукуяма (Японское море) достигала $650 \text{ мгC м}^{-3} \text{ год}^{-1}$ или 4.88 гС м⁻² год⁻¹ (Uye and Sano 1998). У берегов Англии (воды Саутгемптона) годовая продукция Oithona nana Giesbrecht, 1893 варьировала от 8.64 до 757.22, в среднем составляя 161.75 мгС м⁻³ год⁻¹ (Williams and Muxagata 2006). Сопоставление показывает, что в умеренных морях продукция близкородственных видов гораздо выше, чем в Кольском заливе, даже несмотря на то, что размеры O. davisae и O. nana существенно ниже, чем O. similis (Шувалов 1980). По всей видимости, главные причины, которые обусловливают различия в продукции, - это температура воды и концентрация пищевых ресурсов (биомасса бактерио-, фито- и микрозоопланктона), которые существенно выше в более южных морях. Общепризнанным считается факт, что именно эти два фактора контролируют скорость развития рачков и, как следствие, их продукцию (Hirst and Bunker 2003). Таким образом, на основе анализа продукционных характеристик O. similis мы можем заключить, что Кольский залив, действительно, можно отнести к водоемам со средней продуктивностью зоопланктона, хотя для подтверждения данного факта требуются дальнейшие исследования продукционного потенциала других массовых видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят коллег, О.В. Дружинину, И.В. Берченко, В.В. Трофимову и А.А. Олейника, за помощь в сборе материала. Также выражаем признательность двум рецензентам, чья конструктивная критика и ценные рекомендации существенно улучшили качество рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов М.Е. и Шушкина Э.А. 1987. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. Наука, Москва, 240 с.

- **Дворецкий В.Г. 2007.** Особенности популяционной структуры *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoida) в Белом и Баренцевом морях. *Доклады Академии Наук*, **414**: 557–560.
- **Дворецкий В.Г. 2008.** Распределение и репродуктивные свойства *Oithona similis* (Copepoda, Cyclopoida) в южной части Баренцева моря. *Вопросы рыболовства*, **9**: 66–82.
- **Дворецкий В.Г. и Дворецкий А.Г. 2008.** Динамика численности и биомассы зоопланктона Кольского залива (Баренцево море). *Доклады Академии Наук*, **422**: 273–275.
- Дегтерева А.А. и Нестерова В.Н. 1985. Распределение зоопланктона в открытых частях Баренцева моря. В кн.: Г.Г. Матишов (Ред.). Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Кольский филиал АН СССР, Апатиты: 149–160.
- **Дробышева С.С. 1994.** Эвфаузииды Баренцева моря и их роль в формировании промысловой биопродукции. ПИНРО, Мурманск, 139 с.
- **Зенкевич Л.А. 1963.** Биология морей СССР. Наука, Москва. 739 с.
- Кампилов М.М. 1958. Продукция Calanus finmarchicus (Gunner) в прибрежной зоне Восточного Мурмана. Труды Мурманской биологической станции АН СССР, 4: 45–56.
- **Примаков И.М. и Бергер В.Я. 2007.** Продукция планктонных ракообразных в Белом море. *Биология моря*, **33**: 356–360.
- Тимофеев С.Ф. 1994. Зоопланктон губы Ярнышной (Баренцево море) в летний период (июль—август 1987 г.). В кн.: Г.Г. Матишов (Ред.). Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Кольский научный центр РАН, Апатиты: 19–31.
- **Тимофеев С.Ф. 1997.** Экология онтогенеза эвфаузиевых ракообразных (Crustacea, Euphausiacea) северных морей. Наука, Санкт-Петербург, 156 с.
- **Тимофеев С.Ф. 2000.** Экология морского зоопланктона. Мурманский государственный педагогический институт, Мурманск, 216 с.
- **Тимохина А.Ф. 1974.** Продукция зоопланктона в Норвежском море в 1968–1969 гг. *Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна*, **21**: 65–73.
- Фомин О.К. 1978. Некоторые динамические характеристики зоопланктона в прибрежье Мурмана. В кн.: В.Ф. Брязгин (Ред.). Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. Кольский филиал АН СССР, Апатиты: 72–91.

Фомин О.К. 1995. Роль баренцевоморского калянуса в трофической сети пелагиали моря. Кольский научный центр РАН, Апатиты, 119 с.

- **Шувалов В.С. 1980.** Веслоногие рачки-циклопоиды семейства Oithonidae Мирового океана. Наука, Ленинград, 198 с.
- **Gallienne C.P. and Robins D.B. 2001.** Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research*, **23**: 1421–1432.
- Hansen F.C., Mollmann C., Schutz. U. and Hinrichsen H.H. 2004. Spatio-temporal distribution of *Oithona similis* in the Bornholm Basin (Central Baltic Sea). *Journal of Plankton Research*, 26: 659–668.
- **Hirst A.G. and Bunker A.J. 2003.** Growth of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature and body weight. *Limnology and Oceanography*, **48**: 1988–2010.
- **Hirst A.G. and Lampitt R.S. 1998.** Towards a global model of in situ weight-specific growth in marine planktonic copepods. *Marine Biology*, **132**: 247–257.
- Hirst, A.G., Roff, J.C. and Lampitt R.S. 2003. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton. *Advances in Marine Biology*, 44: 1–142.
- Huntley, M.E. and Lopez M.D.G. 1992. Temperaturedependent production of marine copepods: a global synthesis. American Naturalist, 140, 201–242.
- Nielsen T.G. and Sabatini M. 1996. Role of cyclopoid copepods *Oithona* spp. in North Sea plankton communities. *Marine Ecology Progress Series*, 139: 79–93.
- Nielsen T.G., Møller E.F., Satapoomin S., Ringuette M. and Hopcroft R.R. 2002. Egg hatching rate of the cyclopoid copepod *Oithona similis* in arctic and temperate waters. *Marine Ecology Progress Series*, 236: 301–306.
- Sabatini M. and Kiørboe T. 1994. Egg production, growth and development of the cyclopoid copepod *Oithona similis. Journal of Plankton Research*, 16: 1329–1351.
- **Turner J.T. 2004.** The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, **43**: 255–266.
- **Uye S.I. and Sano K. 1998.** Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Marine Ecology Progress Series*, **163**: 37–44.
- **Ward P. and Hirst A.G. 2007.** *Oithona similis* in a high latitude ecosystem: abundance, distribution and temperature limitation of fecundity rates in a sac spawning copepod. *Marine Biology*, **151**: 1099–1110.
- Williams J.A. and Muxagata E. 2006. The seasonal abundance and production of *Oithona nana* (Copepoda: Cyclopoida) in Southampton Water. *Journal of Plankton Research*, 28: 1055–1065.
- Представлена 12 февраля 2009; принята 10 июня 2009.